第 37 卷第 20 期　　　　生　态　学　报　　　　Vol.37,No.20
2017 年 10 月　　　　ACTA ECOLOGICA SINICA　　　　Oct.,2017

DOI: 10.5846/stxb201608021583
李文娆,李永竞,冯士珍.不同施氮量和分施比例对棉花幼苗生长和水分利用效率的影响及其根源 ABA 调控效应.生态学报,2017,37(20):6712-6723.
Li W R, Li Y J, Feng S Z.Regulation of root-sourced ABA to growth and water use efficiency of cotton seedlings and their response to different nitrogen levels and distribution ratios.Acta Ecologica Sinica,2017,37(20):6712-6723.

不同施氮量和分施比例对棉花幼苗生长和水分利用效率的影响及其根源 ABA 调控效应

李文娆*,李永竞,冯士珍
河南大学棉花生物学国家重点实验室,生命科学学院, 开封　475004

摘要:研究了分根交替供水(APRI)条件下不同施氮量(高氮 HN 200kg/hm^2、中氮 MN 120kg/hm^2 和低氮 LN 80kg/hm^2)和分区氮肥施用比例(1:3,2:2 和 0:4)处理下,经历干旱胁迫后棉花幼苗(品种:汴棉 5 号)株高、茎粗、根冠生物量、气体交换参数、水分利用效率(WUE)、总根长和根系表面积以及根源脱落酸(ABA)含量的变化。以期进一步明确根源 ABA 对棉花幼苗生长和 WUE 调控的生理生态效应。结果表明:施氮量和氮肥分施显著增强了干旱条件下根源 ABA 对棉花幼苗生长和 WUE 的调控作用,但根源 ABA 对氮利用效率无显著影响。高氮处理下棉花幼苗生长受到干旱的影响最小,具有最好的生长状态和最大的根源 ABA 含量,但其 WUE 最低;而低氮处理下的棉花幼苗生长最弱但具有最大的 WUE。无论施氮量为何,0:4 施氮比例棉花幼苗在干旱条件下生长最弱,1:3 施氮比例幼苗则生长最好,且具有最大的 WUE 和根源 ABA 含量、根系总长度和表面积;2:2 和 1:3施氮比例的棉花幼苗在根冠生长和叶面积上未表现出明显的差异;0:4 和 1:3 施肥比例的棉花幼苗在气孔导度、蒸腾速率、WUE 和根源 ABA 含量上差异不明显。因此,施用氮肥以及适当施肥比例能够诱导根源 ABA 产生更强的信号作用,调控棉花幼苗减少水分消耗、维持更好的根系形态(根长和表面积以及细根比例的维持和增长)和光合能力来维系干旱条件下植株更好的生长和更高的 WUE,尤其 1:3 施肥比例下。虽然干旱条件下低氮耦合 1:3 施氮比例具有最大的 WUE,但中氮耦合 1:3 施氮处理可以在得到最高生物量的同时得到较高的 WUE,同时做到高产、省水和节约氮肥。

关键词:分根施氮;根源 ABA;施氮量;生长;水分利用效率(WUE);干旱

Regulation of root-sourced ABA to growth and water use efficiency of cotton seedlings and their response to different nitrogen levels and distribution ratios

LI Wenrao*, LI Yongjing, FENG Shizhen
State Key Laboratory of Cotton Biology, College of Life Sciences, Henan University, Kaifeng 475004, *China*

Abstract: Different nitrogen levels (high nitrogen, HN 200 kg/hm^2; medium nitrogen, MN 120 kg/hm^2; and low nitrogen, LN 80 kg/hm^2) and nitrogen distribution ratios (1:3, 2:2, and 0:4) were applied to cotton seedlings (variety: B). These cotton seedlings were then cultured using alternative partial root-zone irrigation (APRI) and subjected to a 15-day-drought stress. Plant height, stem width, root and shoot biomass, gas exchange parameters (including net photosynthetic rate [*Pn*], stomatal conductance [*Gs*], transpiration rate [*Tr*], and intercellular concentration of carbon dioxide [*Ci*]), leaf area, water use efficiency (WUE), total root length, root surface area, nitrogen use efficiency (NUE), and root-sourced (root tissue and root xylem sap) ABA concentrations of cotton seedlings were determined. The aim of this experiment was to clarify the available regulation of root-sourced ABA to cotton seedling growth and WUE. The

基金项目:国家自然科学基金青年基金(31300327);棉花生物学国家重点实验室开放课题(CB2014A24);河南大学优秀青年科研人才培育基金(yqpy20140030);河南省高等学校青年骨干教师资助计划(2013GGJS-031)

收稿日期:2016-08-02;　**网络出版日期**:2017-06-01

*通讯作者 Corresponding author.E-mail: wrli2004@126.com

results showed that nitrogen application with a suitable distribution ratio improved the regulation of root-sourced ABA to growth and WUE of cotton seedlings under drought stress, although NUE was not significantly related to root-sourced ABA. The HN-treated cotton seedlings showed the highest growth and biomass and had the largest root-sourced ABA concentrations and NUE but the smallest WUE. The LN-treated cotton seedlings showed the least growth and the lowest biomass, but had the highest WUE. Irrespective of nitrogen levels, the 0∶4-distributed cotton seedlings were the weakest, but the 1∶3-distributed were the strongest with the highest NUE, WUE, and root-sourced ABA concentration. There were no obvious differences of growth, root and shoot morphology, and leaf area between 1:3-distributed and 2:2-distributed cotton seedlings. The *Pn* of cotton seedlings was not affected by different nitrogen distribution ratios, and Ci was not influenced by different nitrogen levels or distribution ratios. The differences of gas exchange parameters, WUE, and root-sourced ABA concentration between 0∶4-distributed and 1∶3-distributed cotton seedlings were not significant. Therefore, less water consumption (less stomatal conductance and transpiration rate) and enhanced root morphology (larger total root length, root surface area, and higher fine root proportion) were stimulated by root-sourced ABA directly or indirectly to maintain better growth and higher WUE of cotton seedlings under drought stress, especially in the 1∶3-distribution ratio of nitrogen. Although the 1:3-distributed cotton seedlings with LN had the highest WUE, those with MN had greater NUE, biomass, WUE. This treatment combination could realize higher production, less water consumption, and nitrogen application simultaneously.

Key Words: nitrogen distribution ratio; root-sourced ABA; nitrogen level; growth; water use efficiency (WUE); drought stress

棉花是我国乃至世界范围内重要的经济作物。但目前农业用水资源短缺、氮肥施用过量以及随之带来的土壤酸化等生态环境问题的出现[1],严重阻碍了棉花生产中高产、优质、少施水肥目标的实现。作为“灌溉节水”和“生物节水”理论在生产实践中的重要应用,分根交替灌溉技术(Alternative Partial Root-zone Irrigation, APRI)已在包括棉花[2-10]在内的多种作物(葡萄[11-13]、马铃薯[14]、番茄[15]、苹果[16]、玉米[17-22]等)的种植管理过程中实现了不减产条件下水分的高效利用,即水分利用效率(WUE)的提高;同时,氮肥施用试验表明 APRI 配施适量氮肥可有效地促进棉花的光合作用、调控根系生长、优化干物质分配,同时提高棉花产量和 WUE[10,23-28];配施少量或过量氮肥则会因缺氮或发生氮抑制而导致棉花根系衰老进程加速,限制根系的生长[26-27],从而不利于水肥的高效利用和产量形成。可以看出,对于 APRI 配施氮肥对棉花生长和 WUE 影响方面的研究已经相对成熟,但相对于 APRI 而进行的分根区施氮对棉花 WUE 的影响方面的研究报道则相对较少。周秀杰等[11]研究了局部根区 PEG 模拟水分胁迫下氮形态(硝态氮、铵态氮和混合氮)与供给部位对玉米幼苗生长的影响,得出了与 PEG 异区施氮利于植株生长,而与 PEG 同区施氮更利于植株 WUE 提高的结论,但此研究缺乏土壤持续干旱条件下的数据支持,也并未报道处理因素间的互作效应;Hu 等[19]证实 APRI 技术对玉米氮肥吸收的促进作用,同时得出 APRI 湿润区氮素吸收对整株氮素利用具有补偿效应的结论,但此研究并未论述施氮量不同是否会对此种效应的发挥产生影响。基于 APRI 技术的理论基础是作物感知缺水的根源信号传导理论[29-31]和根系吸收的补偿效应[29,32],并且在多种作物上已经证实了 APRI 条件下根源信号物质脱落酸(ABA)对气孔的调控作用所带来的 WUE 的提高[33],本试验以棉花为试验材料,将灌溉方式和分根区施氮处理相结合,研究持续干旱条件下根源 ABA 对棉花幼苗生长和 WUE 的调控效应,拟为发展节水、省肥、高产的棉花种植技术提供新的理论依据。

1　材料与方法

1.1　试验材料及处理

以棉花(*Gossypium hirsutum* L., CV:汴棉 5 号)为试验材料。采用 PVC 管栽方式培养幼苗,管口直径

7cm,深度 25cm。APRI 处理依照杜太生等[3]的方法,在管内正中间,用塑料膜纵向均匀隔开成两部分(左右对称),并在两塑料膜处剪成一个"V"形缺口,在"V"型口垂直下方,间隔 6—8 cm 剪 1.5 cm^2左右的方口,使得纵深根系可以透过。棉花种子在黑暗中催芽后播种于管内中央"V"形缺口处。播种时每管播种 2 粒,出苗 4 d 后选取长势一致的幼苗,每管留一株。幼苗生长期间生长条件:昼/夜温度为 30℃/23℃,光照时间 14/10 h day/night,最大补充光强为 800μmol m^{-2} s^{-1},空气相对湿度为 85%。

供试土壤为开封耕层潮土,土壤容重 1.12g/cm^3,土壤全氮量 0.042%,田间持水量为 30%。每管装粉碎过筛的风干土 800 g。将磷酸二氢钾 0.0386 g/管与过筛风干土混匀后装盆,作为磷钾肥的来源。试验设置 3 个施氮水平:高氮(纯氮)200kg/hm^2(HN,3.309 g/管)、中氮(纯氮)120kg/hm^2(MN,2.035 g/管)和低氮 80 kg/hm^2(LN,1.356 g/管)。每个施氮水平下设 3 种氮肥分施处理,将每管氮肥施用总量平均分成 4 份,左:右(或右:左)施氮比例分别为 1:3,2:2 和 0:4,以中氮和氮素施用比例 2:2 为对照。氮肥按计算氮量扣除土壤含氮量后作为底肥一次性施入。供试氮肥为尿素。每个处理组合设置 8 次重复。播种前浇水使 PVC 管中土壤含水量达到田间持水量的 75%—80%,每 3d 交替灌溉 1 次,因此每 6d 为 1 个浇灌周期,交替 3 个周期后,逐步干旱 15d(使得土壤含水量达到田间持水量在 40%—50%的天数约为 7d)后,即移苗后的第 34 天,一半材料用于下述指标测定,另一半恢复供水到田间持水量的 75%—80%,用于记录气孔导度和叶水势完全恢复至干旱前水平所需时间。交替灌溉和恢复供水期间采用称重法控制土壤水分,并记录每天耗水量。培养用 PVC 管表面层覆盖珍珠岩,防止土壤水分无效蒸散。

1.2 试验方法及指标

1.2.1 生物量

根茎结合处以上为地上冠层生物量,根茎结合处以下为地下生物量,收获后在 105℃下杀青 30 min,再在 80 ℃下烘至衡重,得冠层和根系干重。

1.2.2 株高、茎粗和叶面积

用常规量尺和游标卡尺分别测定植株自土壤表面向上的自然高度和子叶以下 1cm 处的茎粗;用叶面积测定仪(WDY-500A,中国)测定单株全部功能叶片叶面积。

1.2.3 气体交换参数和水分利用效率(WUE)

在收获日 9:00—11:00,采用便携式光合系统测定仪(LI-6400,美国)测定不同棉株处理倒二叶完全展开叶的净光合速率(*Pn*)、蒸腾速率(*Tr*)、气孔导度(*Gs*)和细胞间隙 CO_2浓度(*Ci*)。测定时使用红蓝光源叶室,根据光照培养箱内实际光照强度和温度,将光强设置为 800μmol $m^{-2}s^{-1}$,环境温度设置为 25℃。计算叶片瞬时水分利用效率($WUE_i = Pn/Tr$)。生物量 WUE(WUE_b)以单株生物量与整个试验期内单株蒸腾耗水量之比来表示,即 WUE_b = 单株生物量/耗水量(g/kg)。

1.2.4 氮利用效率(NUE)

利用周秀杰等[11]的方法,称取 0.1g 烘干材料,用 H_2SO_4-H_2O_2法经消化炉 350℃下硝煮至无色,立即用全自动凯氏定氮仪(K1100 型,山东凯能)测定氮含量。氮利用效率(USE)= 植株氮增量/氮肥施入量×100%。

1.2.5 根系形态指标测定

棉花幼苗从根茎处截断后,剖开 PVC 管,用流水将根系冲洗干净,冲根时根系置于孔径 1 mm 的尼龙网中以防止流水冲走脱落的细小根系。将完整根系样本放入装有水的专用无色透明根盘,用镊子调整根的位置尽量避免交叉重叠,用 EPSON 扫描仪(PERFECTTION 4900 PHOTO,日本)扫描根系得到图片,用 WinRHIZO Pro 根系扫描分析系统(WinRHIZO,加拿大)测定根系总长、根表面积等根系形态特征参数。

1.2.6 根系木质部汁液的收集与 ABA 含量的测定

依据李文娆等[34]的方法,将整个植株放入压力室(3005,美国)中,从距根茎部 2—3cm 处切断,固定后立即清洗断面,加压到根水势以上 0.2 MPa,收集汁液并放入 1.5 mL 离心管中,随后放入液氮中保存备用。之后立即冲洗根系,取根尖部分,一并放入液氮中保存备用。根木质部汁液和根组织 ABA(根源 ABA)的测定依据

Netting 等[35]的酶联免疫法,稍加改进。冷冻干燥的根组织样品 0.02g,加入 200μL 蒸馏水 4℃下提取过夜,取上清液用于 ABA 含量测定。50 μL 汁液或根组织提取液样品,顺次加入 200μL PBS、100 μL ^{3}H-(+)-ABA 和 100 μL ABA 抗体溶液,4℃下反应 60 min,随后顺次使用饱和$(NH_4)_2SO_4$溶液和 50% $(NH_4)_2SO_4$溶液冲洗反应沉淀,离心后弃掉上清液,加入 1.2 mL 闪烁液,在闪烁计数器(Ls6500,美国)上读取数值。依据标准曲线计算 ABA 含量值。

1.3 数据统计及分析

用 sigmaplot 8.0 软件绘制相关图表;用 SAS 统计分析软件进行双因素和单因素方差分析(ANOVA),并采用 LSD 法进行多重比较,用字母标记法在各图表中标出统计分析结果。

2 结果与分析

2.1 分根施氮对棉花幼苗生长的影响

分析表 1 和表 2 可知,施氮量、分施比例和二者的交互作用显著影响了棉花幼苗的根冠生物量($P<0.05$),并由此带来了根冠比的改变;但仅施氮量及其与分施比例的交互作用对株高和茎粗产生了显著影响。

随着施氮量的减少,幼苗生长逐渐变弱,表现在:低氮处理条件下棉花幼苗株高、茎粗、冠生物量、根生物量和根冠比分别比正常施氮减少了 12.89%—17.54%、9.73%—16.99%、10.75%—14.85%、11.11%—21.05%和 0.23%—11.54%;而高氮处理则分别比正常施氮增加了 10.73%—13.27%、8.82%—13.07%、36.36%—44.17%、52.63%—61.54%和 9.32%—14.07%。同时,无论高氮还是低氮条件下,0:4 施氮比例下幼苗的生长受到的影响最为明显,而 2:2 和 1:3 施氮比例的棉花幼苗无论在何种施氮量下均未表现出生长上的差异,0:4 施氮比例下幼苗的株高、茎粗、冠生物量、根生物量和根冠比分别比 2:2 比例施氮的幼苗减少了 7.36%—11.90%、14.19%—8.23%、6.49%—13.59%、26.67%—31.58%和 15.13%—24.45%。恢复供水后,高氮处理叶水势和气孔导度先于中氮和低氮处理恢复至对照水平;1:3 施氮比例下的棉花幼苗恢复时间和 2:2 施氮比例的相同(低氮和中氮处理下)或略晚(高氮处理下),而 0:4 施氮比例的则比 2:2 施氮比例的晚 1—2 d。

表 1 干旱条件下施氮量、分施比例和二者的互作效应对各参数的作用

Table 1 Individual and interacted effect of different applications and distribution ratio of nitrogen on each parameters of cotton seedlings under drought stress(ANOVA)

	施氮量 Application of Nitrogen	分施比例 Distribution ratio	施氮量×分施比例 Interaction
株高 Height	0.0231	0.0678	0.0154
茎粗 Width	0.0326	0.1024	0.0304
冠层生物量 Shoot Biomass	<0.001	0.0042	0.0013
根系生物量 Root Biomass	0.0413	0.0152	0.0125
根系 ABA 浓度 Root [ABA]	<0.001	0.0123	<0.001
根木质部 ABA 浓度 Root Xylem Sap [ABA]	0.0019	<0.001	0.0025
叶面积 Leaf Area	0.0117	0.0328	0.0145
净光合作用速率 *Pn*	<0.001	0.0325	0.2021
气孔导度 *Gs*	<0.001	<0.001	0.9872
蒸腾速率 *Tr*	<0.001	<0.001	0.0612
细胞间隙 CO_2浓度 *Ci*	0.1253	0.0632	0.1011
总根长 Total Root Length	0.0149	0.0253	0.0231
根系表面积 Surface Area of Root	0.0258	0.0491	0.0348
生物量水分利用效率 WUE_b	0.0346	0.0125	0.0421
瞬时水分利用效率 WUE_i	0.0232	0.0317	0.1209
氮利用效率 NUE	0.0182	0.0361	0.0382

表 2 分根施氮对棉花幼苗生长的影响

Table 2 Effect of different applications and distribution ratio of nitrogen on growth of cotton seedlings under drought stress

处理 Treatments		株高 Hight/cm	茎粗 Width of stem/mm	冠层生物量 Shoot biomass/(g DWt)	根系生物量 Root biomass/(g DWt)	根冠比 Ratio of root to shoot	恢复时间 Time of compleated recovery/d
施氮量 Application of Nitrogen	分施比例 Distribution ratio						
低氮	2:2	39.51±1.80d	5.92±0.15d	0.47±0.010d	0.15±0.001d	0.32±0.002d	6
Low Nitrogen	1:3	39.25±0.95d	5.94±0.10d	0.49±0.006d	0.16±0.021cd	0.33±0.003c	6
	0:4	34.80±1.22e	5.08±0.23e	0.41±0.001e	0.11±0.003e	0.27±0.001f	7
中氮	2:2	46.69±0.81b	6.92±0.08b	0.53±0.032c	0.19±0.001bc	0.36±0.005b	5
Medium Nitrogen	1:3	45.02±1.55bc	6.58±0.21bc	0.55±0.015c	0.18±0.001c	0.33±0.002c	5
	0:4	42.23±2.76cd	6.12±0.56cd	0.48±0.017d	0.13±0.002e	0.27±0.002f	6
高氮	2:2	51.66±1.11a	7.53±0.42a	0.74±0.003a	0.29±0.012a	0.39±0.004a	4
High Nitrogen	1:3	50.82±1.32a	7.44±0.18a	0.75±0.015a	0.28±0.001a	0.37±0.007b	5
	0:4	47.08±0.98b	6.91±0.22b	0.69±0.027b	0.21±0.011b	0.30±0.004e	6

标注相同字母为差异不显著($P<0.05$)

2.2 分根施氮对棉花幼苗气体交换参数和瞬时水分利用效率的影响

如图 1 和表 1 所示,施氮量和分施比例对棉花幼苗净光合作用速率(Pn)、气孔导度(Gs)、蒸腾速率(Tr)以及瞬时水分利用效率(WUE_i)均产生了显著影响,但没有明显的交互效应存在;同时亦没有对细胞间隙 CO_2 浓度(Ci)产生任何独立的或交互作用(图中未列出具体数值,但说明 Pn 等的改变是气孔限制的作用)。相比正常施氮,增施氮肥显著促进了 Pn(11.03%—14.34%)、Gs(9.78%—14.33%)和 Tr(14.57%—18.12%),但降低了 WUE_i(2.25%—4.42%);而减施氮肥虽然降低了 Pn(5.11%—7.87%)、Gs(5.16%—14.94%)和 Tr

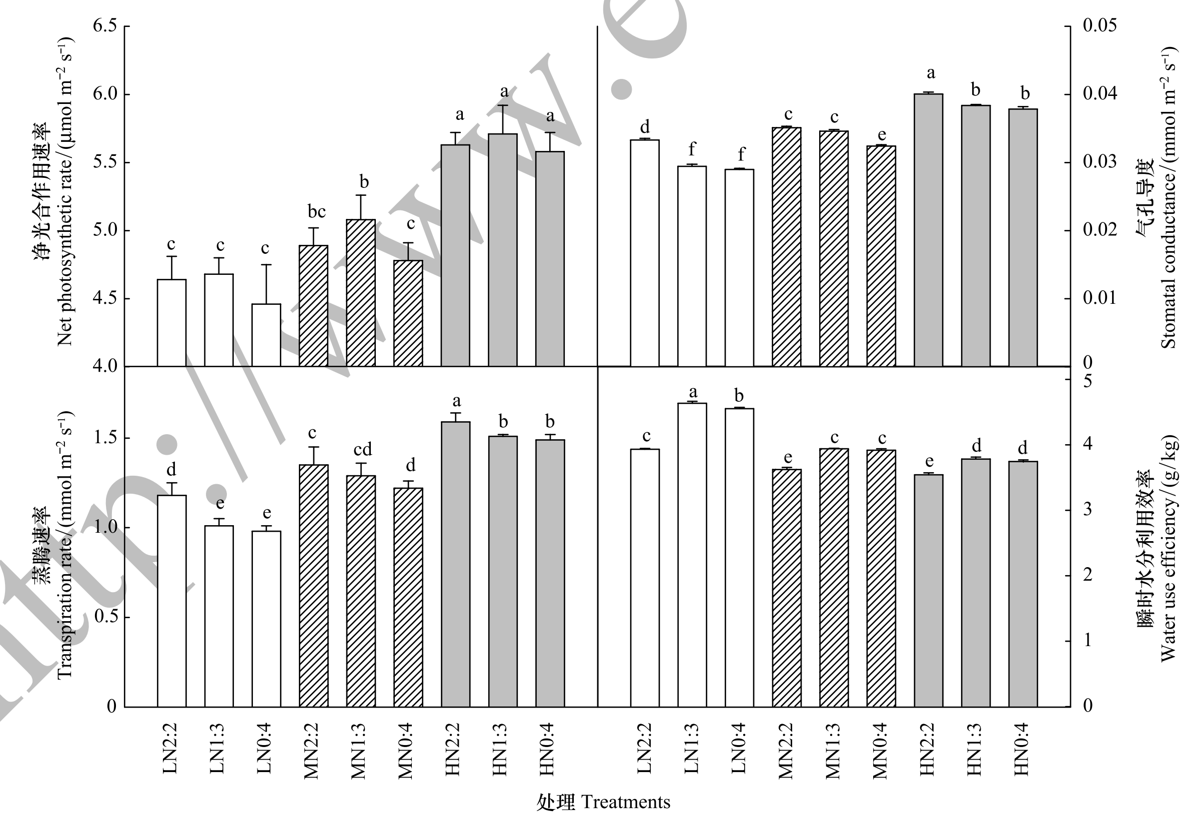


图 1 分根施氮对棉花幼苗气体交换参数和瞬时水分利用效率(WUE_i)的影响

Fig.1 Effect of different applications and distribution ratio of nitrogen on gas exchange parameters and instantaneous water use efficiency (WUE_i) of cotton seedlings under drought stress

(12.59%—21.71%),但显著增加了 WUE_i(8.56%—17.67%)。另一方面,施氮比例并未改变棉花幼苗的 *Pn*,但相比 2:2 施氮比例,按照 1:3 和 0:4 比例施用氮肥,*Gs* 和 *Tr* 分别降低了 4.24%—13.00%和 4.44%—16.95%(尤其在低氮条件下),同时 WUE_i 增长了 5.76%—17.84%。1:3 施肥比例和 0:4 施肥比例相比,棉花幼苗气体交换参数和 WUE_i 变化差异不明显。

2.3 分根施氮对棉花幼苗叶面积、氮利用效率和生物量水分利用效率的影响

方差分析结果(表 1 和图 2)表明,施氮量和施肥比例以及其互作效应均显著影响了棉花幼苗的叶面积。增施氮肥叶面积增长了 9.61%—20.86%,而少施氮肥叶面积减少了 10.53%—17.21%,且 0:4 施肥比例在高氮下增加的最少,而在低氮下减少的最多。无论在何种施氮量条件下,相比 2:2 施肥比例,1:3 施肥比例下叶面积略有增长(1.23%—2.63%);而 0:4 施肥比例下叶面积则下降了 5.62%—14.50%,高氮和低氮处理均下降较大。同时,表 1 和图 2 还表明施氮量和分施比例以及二者互作效应均显著影响了干旱条件下棉花幼苗的氮利用效率(NUE)和生物量水分利用效率(WUE_b)。相比正常施氮,高氮促进了 NUE 的增加(1.65%—8.86%),而低氮则降低了 NUE(2.43%—6.63%),尤其在 2:2 和 0:4 施氮比例下更为明显(高氮下除外);相反,高氮明显降低了 WUE_b(4.61%—6.87%),而低氮则增加了 WUE_b(5.34%—9.23%),这与 WUE_i 的变化一致。同时,无论施氮量为何,1:3 施肥比例下具有最大的 WUE_b;相比 2:2 施肥比例,0:4 施肥比例增大了 WUE_b 1.64%—2.90%(中氮处理除外)。

2.4 分根施氮对棉花幼苗根系形态特征的影响

分析表 1 和表 3,施氮量和分施比例以及二者的互作效应显著影响了棉花幼苗根系的总根长和表面积,

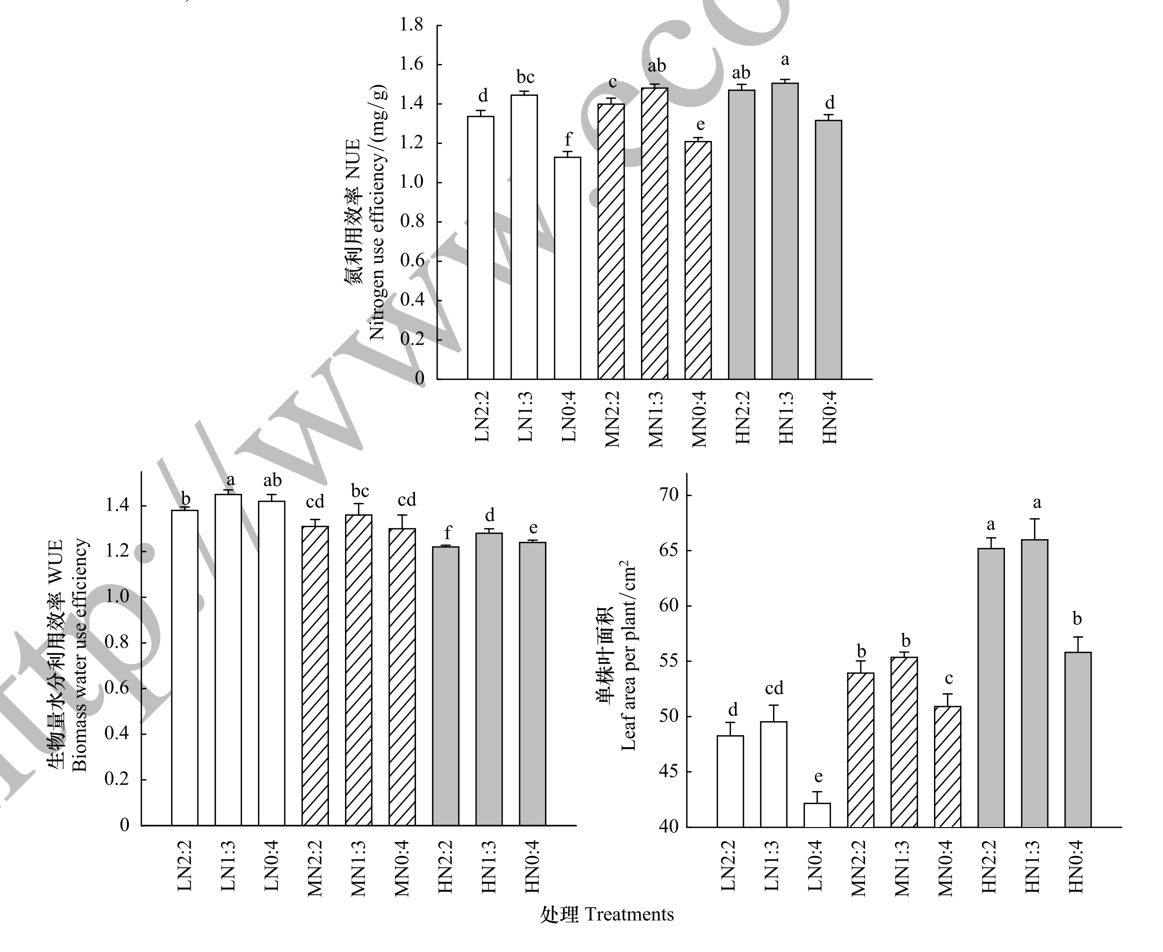


图 2　分根施氮对棉花幼苗氮利用效率、生物量水分利用效率和单株叶面积的影响

Fig.2　Effect of different applications and distribution ratio of nitrogen on nitrogen use efficiency (NUE), biomass water use efficiency (WUE_b) and leaf area of cotton seedlings under drought stress

随之不同直径的根系比例也发生了改变。和正常施氮相比,增施氮肥显著促进了根系总长度(18.5%—30.7%)和根系表面积(9.80%—15.52%)的增长,同时增大了<2.0 mm 直径根系的比例,而减施氮肥明显抑制了根系总长度(16.11%—19.28%)和根系表面积(15.76%—20.09%)的增加,并增大了>2.0 mm 直径根系的比例。另一方面,无论施氮量为何,1:3 施肥比例下均具有最大的根系总根长和表面积;相比 2:2 施肥比例,1:3 施肥比例分别增加根系总根长和表面积 4.17%—10.33%和 1.83%—7.34%,而 0:4 施肥比例则分别减小了根系总根长和表面积 4.29%—9.86%和 2.97%—8.89%。

表 3 分根施氮对棉花幼苗根系形态特征的影响

Table 3 Effect of different applications and distribution ratio of nitrogen on root morphological characteristics of cotton seedlings under drought stress

处理 Treatments		总根长 Total root length/cm	根系表面积 Root surface area/cm^2	依据直径划分根系比例/% Ratio according to root diameter	
施氮量 Application of Nitrogen	分施比例 Distribution ratio			0.0—2.0 mm	>2.0 mm
低氮 Low Nitrogen	2:2	3023.30±55.25g	138.75±1.23f	94.77b	5.23a
	1:3	3209.65±21.02f	141.29±1.45f	94.65b	5.35a
	0:4	2725.27±18.31h	126.41±2.31g	94.16b	5.84a
中氮 Medium Nitrogen	2:2	3604.06±29.64e	164.72±4.05e	95.22ab	4.78b
	1:3	3976.26±25.37d	176.82±1.58d	95.85a	4.15c
	0:4	3312.31±29.18f	155.55±1.69e	95.45a	4.55b
高氮 High Nitrogen	2:2	4523.21±45.26b	185.24±1.67b	95.55a	4.45b
	1:3	4712.01±31.00a	194.14±2.13a	95.82a	4.18c
	0:4	4329.21±35.21c	179.75±2.61c	95.79a	4.21c

标注相同字母为差异不显著(P<0.05)

2.5 分根施氮下棉花幼苗根系及根木质部汁液 ABA 含量的变化

分析图 3 和表 1,可以看出高氮条件下根源 ABA(根系 ABA 和根木质部 ABA)含量有最大的累积,而低氮条件下则根源 ABA 的累积量最少(相对于未经受干旱的幼苗,根源 ABA 含量在所有处理下均是增长的,数据在此未显示)。经历干旱后,高氮处理根系 ABA 和根木质部 ABA 含量分别比正常施氮(中氮)高出 8.71%—9.91%和 9.20%—12.42%;低氮处理则分别比正常施氮(中氮)减少了 6.75%—10.61%和 19.58%—21.25%。同时,无论施氮量如何,1:3 施氮比例下幼苗根系和根木质部 ABA 含量均最高,而 0:4 施氮比例的则等于或略高于 2:2 施氮比例。以 ABA 含量为自变量对各个参数做回归,得到如表 4 所示的回归关系方程式、拟合度和

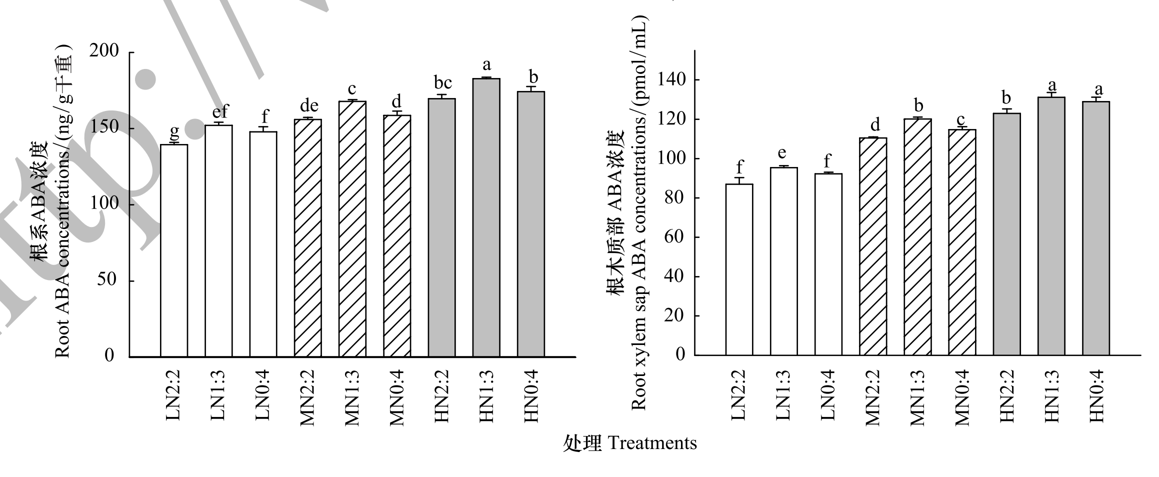


图 3 分根施氮对棉花幼苗根系 ABA 和根木质部汁液 ABA 浓度的影响

Fig.3 Effect of different applications and distribution ratio of nitrogen on root ABA and root xylem sap ABA concentrations of cotton seedlings under drought stress

回归显著性。分析表 4,可知干旱条件下,根系 ABA 及根木质部汁液 ABA 含量与各生长参数(株高、茎粗、根冠生物量、叶面积)、*Pn* 和根系形态参数(总根长和根系表面积)之间分别呈现显著正相关关系,而与气体交换参数(*Gs* 和 *Tr*)和 WUE(包括 WUE_i 和 WUE_b)

表 4　根系 ABA 浓度和根木质部汁液 ABA 浓度与各参数的相关性分析

Table 4　Correlation of root ABA/root xylem sap ABA concentrations and others paramenters of cotton seedlings under drought stress

y	*x*(根系 ABA 含量, Root ABA concentrations, ng/g DWt)			*x*(根木质部 ABA 含量, Root xylem sap ABA concentrations, pmol/mL)		
	关系式 Equation	R^2	*P*	关系式 Equation	R^2	*P*
株高 Hight	$y=-3.922+0.2988x$	0.53	0.027	$y=12.0515+0.2882x$	0.69	0.0055
茎粗 WIdth	$y=0.3442+0.03821x$	0.43	0.045	$y=2.2906+0.0377x$	0.60	0.015
冠层生物量 Shoot biomass	$y=-0.5721+0.0071x$	0.59	0.015	$y=-0.1208+0.0062x$	0.64	0.0098
根系生物量 Root biomass	$y=-0.2442+0.0027x$	0.35	0.092	$y=-0.0927+0.0025x$	0.44	0.042
叶面积 Leaf area	$y=-5.2565+0.3690x$	0.53	0.025	$y=14.1104+0.3591x$	0.58	0.017
净光合作用速率 *Pn*	$y=0.4687+0.0285x$	0.68	0.006	$y=2.2785+00249x$	0.73	0.0033
蒸腾速率 *Tr*	$y=-0.6076-0.0188x$	0.56	0.020	$y=0.0601-0.0110x$	0.70	0.0050
气孔导度 *Gs*	$y=0.0031-0.0002x$	0.48	0.038	$y=0.0139-0.0002x$	0.61	0.013
瞬时水分利用效率 WUE_i	$y=6.3703-0.0150x$	0.29	0.14	$y=5.7364-0.0159x$	0.46	0.044
生物量水分利用效率 WUE_b	$y=2.0927-0.0047x$	0.68	0.0060	$y=1.7996-0.0042x$	0.76	0.0020
NUE	—	—	—	—	—	—
总根长 Total root length	$y=-2779.5+40.3437x$	0.62	0.012	$y=-394.4289+36.8568x$	0.73	0.0034
根系表面积 Root surface area	$y=-51.0702+1.3273x$	0.61	0.013	$y=21.4651+1.2658x$	0.78	0.0016

之间为显著负相关关系(根系 ABA 浓度与 WUE_i 之间关系除外)。认为干旱条件下施氮量和施氮比例带来的根源 ABA 含量的变化,通过对气孔行为和根系形态的特征性调控,显著影响了棉花幼苗的生长和 WUE。同时,虽然根系 ABA 含量及根木质部汁液 ABA 含量与各个参数之间的相关关系趋势一致,但根系 ABA 含量与各参数之间的相关程度弱于根木质部汁液 ABA 含量与各参数之间的(根木质部汁液 ABA 含量与各参数之间的相关系数更大)。

3　讨论

已有研究证实,APRI 条件下根区土壤干湿交替会诱导根源信号物质 ABA 产生持续的信号效应[29-30,32],而根区土壤氮可利用性的改变也会诱导 ABA 产生相应的变化[15,30-35]。增长的 ABA 会随蒸腾流通过木质部向上传递至叶片来控制气孔开度,以维持不利环境下植株的水分平衡,继而调控植株的 WUE 和生长发育[32,36-37]。

3.1　分根施氮条件下 ABA 对棉花幼苗生长的调控

在本试验条件下,经历干旱后的棉花幼苗根源(根系和根木质部汁液)ABA 含量随着施氮量的增长累积量增大,氮肥分施也促进了 ABA 含量的增加,即高氮处理 1:3 施氮比例下幼苗根系和根木质部 ABA 含量最高,其次为高氮耦合 0:4 施氮比例的,说明增施氮肥及氮肥分施处理利于干旱条件下棉花幼苗根源 ABA 信号的增强(图 3,表 1),即使少量氮肥供应或分施比例略有偏倚(1:3)均会促进棉花幼苗根源 ABA 的增长。虽然水分胁迫是植物光合作用抑制的最关键的环境因子,但 ABA 对植物水分吸收利用过程的调控与施氮量和氮肥分施比例密切相关[28,33]。氮肥的施用,保证了干旱条件下氮源的供应和木质部汁液中 NO_3^- 信号的来源:一方面,充足的 NO_3^- 可以有效地调控细胞中苹果酸代谢,碱化细胞液,诱导其产生更高的 pH,促进 ABA 在保卫细胞中累积,控制气孔开度[33-35];另一方面,充足的氮可促进植株光合作用的增强,积累更多的光合产物,继而促进冠层和根系生长,大的根冠意味着带来更大的叶面积和更多的 ABA 源[38-39]。我们的试验数据证实了根源 ABA 含量与根系形态特征(根长和根表面积)的正相关关系(如表 4 所示),也说明了氮肥分施条件下根

源 ABA 对根系生长和水分吸收的促进作用。研究证实:施氮能刺激根系的生长发育,增强根系的活力和根系的吸水功能,提高 WUE 和植物的耐旱性,实现以肥调水;缺氮则会导致棉花根系的衰老进程加速,限制根系的生长[8,24,26]。植物根系木质部汁液中的 ABA 浓度,除了与不同根侧产生的 ABA 含量有关外,还与不同根侧的液流量有关[33.38-39]。APRI 可以刺激根系产生吸收补偿[19, 32],保证根源 ABA 加速合成和传递转运的同时,维持液流量的相对稳定,这利于根源 ABA 信号作用的发挥。另外,1:3 氮肥分施比例带来最高的 ABA,推测可能是与分施比例偏倚利于高 NUE 有关。1:3 施肥比例下,这种轻度的氮供应亏缺状态加大了氮的吸收力度,高的氮吸收间接带来了根木质部汁液中 NO_3^- 的增长,继而改变 pH-NO_3^- 的作用强度(如前所述),增加质外体和共质体 pH 来促进 ABA 累积。研究显示,干旱条件下,即使施少量氮肥即可显著增强植株的氮同化能力,促进根系硝酸还原酶和谷氨酰胺合成酶等关键酶的活性[36-39]。而 0:4 施氮比例下,存在相对严厉的氮亏缺状态,虽然 Gonzalez-Dugo 等[36]研究指出干旱条件下矿质氮流的减弱不会改变 APRI 含氮根区氮吸收的补偿效应,但是随着干旱的加剧,氮亏缺条件下的补偿效应存在一定限制,并且显著降低了 NUE。表 4 中根源 ABA 与 NUE 没有直接调控作用也说明了这一点。

随着施氮量的减少,土壤氮可利用性降低,ABA 累积量减少,*Pn* 也呈现逐渐减小的趋势;但施氮比例并未改变棉花幼苗的 *Pn*。可以认为根源 ABA 通过木质部被向上传递至作用位点(保卫细胞),通过调控气孔行为间接调节了冠层生长(*Pn* 和叶面积形成等),而这种调节更多受施氮水平影响,继而表现出根源 ABA 对 Pn 和叶面积的正向调节,即与二者成正相关关系(表 4)。同时随着施氮量的减少,棉花幼苗的根(根生物量、总根长、表面积和细根比例)和冠(株高、茎粗、冠生物量和叶面积)生长受到干旱的影响逐渐增大(表 3,图 1 和表 4)。谢志良等[26]、罗洪海等[25]和 Luo 等[27]分别证实了 APRI 或者其他灌溉方式下氮肥施用对棉花生长的促进作用。因此结合上述,根源 ABA 对根系生长的调控同样受到了土壤氮素可利用性的调节。另一方面,0:4施氮比例下幼苗的根冠生长受到的影响最为明显,恢复供水后的参数恢复也要比 2:2 施氮比例的晚 1—2 d,而 2:2 和 1:3 施氮比例的棉花幼苗无论在何种施氮量下冠层生长均未表现出明显的差异;1:3 分施比例因为利于氮的吸收而刺激了根系的生长(如前所述),具有最大的根系总根长、表面积和细根比例以及最大的根源 ABA 累积量,增强对有限水分的吸收的同时减弱了干旱条件下发生胁迫的比率[3,18,33-34]。因此 1:3 施肥比例可以更为有效地促进根系伸长以提高吸水能力,维持体内水分平衡的同时,增强木质部 ABA 的运移,增大根源 ABA 对气孔的调节能力,这是此处理条件对水分亏缺的有效适应机制。比对各个处理组合根冠生长参数变化可知,高氮耦合 1:3 施肥比例下棉花幼苗具有最好的生长,对干旱的耐受能力最强;1:3 施肥比例促进了根源 ABA 对棉花幼苗根系生长的正向调控。

3.2 分根施氮条件下 ABA 对棉花幼苗 WUE 的调控

棉花幼苗的 WUE,是由水分消耗(蒸腾速率)和生物量(光合产物)形成共同决定的。气孔是植物叶片与外界气体进行交换的主要通道,更是调控 WUE 的主要媒介,因此气孔导度大小在一定程度上决定了叶片光合作用和蒸腾作用的强弱[23,32],也决定了植株的 WUE 大小,ABA 已被公认为是气孔行为的主要调控者[23,32]。本试验中各施氮水平和施氮比例下,无论 WUE_i 还是 WUE_b,均较不干旱处理有显著增加(数据未显示),这是 ABA 诱导气孔关闭减弱了无效水分散失的结果[33-38]。这与 Jin 等[37]在小麦上、杜太生等[8]、罗宏海等[25]和 Luo 等[27]、谢志良等[24]在棉花上提出的干旱条件下施氮会带来植株 WUE 提高的结论一致;与谢志良等[26]、罗洪海等[25]和 Luo 等[27]在 APRI 或者其他灌溉方式下氮肥施用对棉花 WUE 具有促进作用的结论相似。分析认为,干旱可通过促进棉花幼苗根系 ABA 合成、运移和累积来增加根源 ABA 含量[35-38];而施氮为棉花幼苗光合作用和有机物质的合成提供了更为充足的氮源,加大了光合产物向根系的输送。1:3 施肥比例,通过部分分区少量的氮供应,促进了植株氮同化能力的提高[38-39],继而具有更好的氮吸收(根系形态变化)和氮利用能力,提高 NU,从而在干旱条件促进冠部生长;氮吸收能力和 NUE 的提高也带来了更为强劲的 NO_3^- 信号和 pH 信号,从而更为有效地促进 ABA 累积[32-36],促进气孔关闭,减少无效水分散失,类似于"调亏灌溉"[33.,38-39],因此高氮耦合 1:3 施肥比例下棉花幼苗具有最大的 WUE。Skinner[23], Hu 等[19]在玉米等的研

究上证实局部根区灌溉下,氮肥分施于干沟内,可以减少氮的淋溶损失,增加玉米吸氮量和生物量,并增加氮在上层土壤中的残留,利于 NUE 的提高和有效利用。相比较而言,0:4 施肥比例存在较为严重的氮亏缺,减弱了氮的有效性继而影响了氮素的利用,从而带来了根系生长速率的下降(根长和根系表面积增长最少,表 3)和水分的吸收能力的减弱,间接对地上部生长产生更大的影响,对运移至细胞内 NO_3^- 的量和胞质碱化作用的影响相对减弱,影响了 ABA 的累积,虽然相对于 2:2 施肥比例提高了 WUE,但主要归因于对冠层生长的抑制小于对根系生长和吸水能力抑制的缘故[3,19,33]。

3.1 已经对根源 ABA 在棉花幼苗生长方面的调控效应做了陈述。伴随着氮素用量和施氮比例的不同,氮对 ABA 累积的影响程度随之发生改变,也带来了根源 ABA 信号强度的变化,随着施氮量的减少,根源 ABA 累积能力减弱,*Gs* 和 *Tr* 亦呈现逐渐减小的趋势;但 0:4 比例下的 *Gs* 和 *Tr* 明显低于 2:2 和 1:3 施氮比例的,1:3 施肥比例和 2:2 施肥比例的棉花幼苗在气体交换能力上没有明显差别,并具有更大的叶面积,因此根源 ABA 与 Gs 和 Tr 的负相关关系主要是分施比例调控的结果。正是由于根源 ABA 在分根施氮条件下对 *Pn*、*Gs* 和 *Tr* 等光合和气体交换行为和叶面积的直接和间接调控,使得棉花幼苗对水分限制的影响大于对光合能力(*Pn*)的限制,带来了 WUE_i 的增加。Yann 等[40]曾经证实 APRI 可通过调节气孔形态来控制 WUE,高氮条件下 APRI 带来了较小的气孔和较低的气孔密度来减少无效水分蒸腾,维持更好的土壤水分湿度。可以看出,干旱条件下根源 ABA 对气孔的调控在高氮耦合 0:4 和 1:3 施肥比例下较其他处理更为显著,这一调控行为也带来了棉花幼苗生长(*Pn* 和叶面积等)上的相应变化。在不同氮水平和施肥比例所提供的不同氮源的影响下,根源 ABA 对幼苗水分利用和生长产生不间断影响,在整个试验生长周期内通过瞬时效应累积继而影响整个生育期的水分消耗和最终生物量的形成,间接调控了 WUE_b,促进了 WUE_b 的增长。表 4 列举了根源 ABA 对各个参数的调控效应,也直接说明了上述情况。

4　结论

综合前述,干旱条件下 APRI 培养的棉花幼苗生长指标、气体交换参数、根源 ABA 浓度、WUE 和 NUE 的变化表明,施氮量和施氮比例影响了根源 ABA 对棉花幼苗生长和 WUE 的调控效应,但根源 ABA 对 NUE 无显著影响。高氮下棉花幼苗生长最为旺盛,根源 ABA 累积量最高但 WUE 最低,低氮生长最弱,根源 ABA 累积最少但具有最高的 WUE,因此干旱条件下施氮会显著促进根源 ABA 对生长和 WUE 的调控。1:3 施氮比例下棉花幼苗生长、NUE 和 WUE 均好于其他施氮比例的,且根源 ABA 累积量最大;但高氮耦合 1:3 施氮比例与中氮耦合 1:3 施氮比例具有类似的生长趋势和 NUE。因此,虽然低氮耦合 1:3 施氮比例具有最大的 WUE,但是中氮耦合 1:3 施氮比例可以同时获得最大生物量和 NUE 以及较高的 WUE,同时做到高产、省水和节约氮肥。

参考文献(References):

[1] Guo J H, Liu X J, Zhang Y, Shen J L, Han W X, Zhang W F, Christie P, Goulding K. W T, Vitousek P M, Zhang F S. Significant acidification in major chinese croplands. Science, 2010, 327(5968): 1008-1010.

[2] 李培岭, 张富仓, 贾运岗. 不同沟灌方式棉花的水氮耦合效应. 应用生态学报, 2009, 20(6): 1346-1354.

[3] 杜太生, 康绍忠, 张建华. 不同局部根区供水对棉花生长与水分利用过程的调控效应. 中国农业科学, 2007, 40(11): 2546-2555.

[4] Du T S, Kang S Z, Zhang J H, Hu X T. Yield and physiological responses of cotton to partial root-zone irrigation in the oasis field of northwest China. Agricultural Water Management, 2006, 84(1/2): 41-52.

[5] Du T S, Kang S Z, Zhang J H, Li F S. Water use and yield responses of cotton to alternate partial root-zone drip irrigation in the arid area of north-west China. Irrigation Science, 2008, 26(2): 147-159.

[6] 潘丽萍, 李彦, 唐立松. 局部根区灌溉对棉花主要生理生态特性的影响. 中国农业科学, 2009, 42(8): 2982-2986.

[7] Tang L S, Li Y, Zhang J H. Physiological and yield responses of cotton under partial rootzone irrigation. Field Crops Research, 2005, 94(2/3): 214-223.

[8] 杜太生, 康绍忠, 王振昌, 王锋, 杨秀英, 苏兴礼. 隔沟交替灌溉对棉花生长、产量和水分利用效率的调控效应. 作物学报, 2007, 33

(12): 1982-1990.
[9] 李培岭, 张富仓, 贾运岗. 不同沟灌方式对棉花氮素吸收和氮肥利用的影响. 植物营养与肥料学报, 2010, 6(1): 145-152.
[10] Tang L S, Li Y, Zhang J H. Biomass allocation and yield formation of cotton under partial rootzone irrigation in arid zone. Plant and Soil, 2010, 337(1/2): 413-423.
[11] Bravdo B, Naor A, Zahavi T, Gal Y. The effect of water stress applied alternately to part of the wetting zone along the season (PRD-partial rootzone drying) on wine quality, yield and water relations of red wine grapes. Acta Horticulturae, 2004, 664: 101-109.
[12] Chaves M M, Santos T P, Souza C R, Ortuño M F, Rodrigues M L, Lopes C M, Maroco J P, Pereira J S. Deficit irrigation in grapevine improves water-use efficiency while controlling vigour and production quality. Annals of Applied Biology, 2007, 150(2): 237-252.
[13] Du T S, Kang S Z, Zhang J H, Li F S, Yan B Y. Water use efficiency and fruit quality of table grape under alternate partial root-zone drip irrigation. Agricultural Water Management, 2008, 95(6): 659-668.
[14] 李平, 齐学斌, 樊向阳, 吴海卿, 乔冬梅, 樊涛, 赵志娟, 黄仲冬, 朱东海. 分根区交替灌溉对马铃薯水氮利用效率的影响. 农业工程学报, 2009, 25(6): 92-95.
[15] Wang Y S, Liu F L, Andersen M N, Jensen C R. Improved plant nitrogen nutrition contributes to higher water use efficiency in tomatoes under alternate partial root-zone irrigation. Functional Plant Biology, 2010, 37(2): 175-182.
[16] Zegbe J A, Serna-Pérez A. Partial rootzone drying maintains fruit quality of 'Golden Delicious' apples at harvest and postharvest. Scientia Horticulturae, 2011, 127(3): 455-459.
[17] Lehrsch G A, Sojka R E, Westermann D T. Nitrogen Placement, Row Spacing, and Furrow Irrigation Water Positioning Effects on Corn Yield. Agronomy Journal, 2000, 92(6): 1266-1275.
[18] Hu T T, Kang S Z, Zhang F C, Zhang J H. Alternate application of osmotic and nitrogen stresses to partial root system: effects on root growth and nitrogen use efficiency. Journal of Plant Nutrition, 2006, 29(12): 2079-2092.
[19] Hu T T, Kang S Z, Li F S, Zhang J H. Effects of partial root-zone irrigation on the nitrogen absorption and utilization of maize. Agricultural Water Management, 2009, 96(2): 208-214.
[20] Zhang J H, Jia W S, Zhang D P. Re-export and metabolism of xylem-delivered ABA in attached maize leaves under different transpirational fluxes and xylem ABA concentrations. Journal of Experimental Botany, 1997, 48(313): 1557-1564.
[21] 周秀杰, 王海红, 束良佐, 祝鹏飞, 申建波, 李忠正, 梁陈. 局部根区水分胁迫下氮形态与供给部位对玉米幼苗生长的影响. 应用生态学报, 2010, 21(8): 2017-2024.
[22] 梁宗锁, 康绍忠, 石培泽, 潘英华, 何立绩. 隔沟交替灌溉对玉米根系分布和产量的影响及其节水效益. 中国农业科学, 2000, 33(6): 26-32.
[23] Skinner R H, Hanson J D, Benjamin J G. Nitrogen uptake and partitioning under alternate- and every-furrow irrigation. Plant and Soil, 1999, 210(1): 11-20.
[24] 阿丽艳·肉孜, 郭仁松, 杜强, 武辉, 张巨松. 施氮量对枣棉间作棉花干物质积累、产量与品质的影响. 植物营养与肥料学报, 2014, 20(3): 761-767.
[25] 罗宏海, 张宏芝, 陶先萍, 张亚黎, 张旺锋. 膜下滴灌条件下水氮供应对棉花根系及叶片衰老特性的调节. 中国农业科学, 2013, 46(10): 2142-2150.
[26] 谢志良, 田长彦, 卞卫国. 膜下滴灌水氮对棉花根系构型的影响. 棉花学报, 2009, 21(6): 508-514.
[27] Luo H H, Tao X P, Hu Y Y, Zhang Y L, Zhang W F. Response of cotton root growth and yield to root restriction under various water and nitrogen regimes. Journal of Plant Nutrition and Soil Science, 2015, 178(3): 384-392.
[28] 陶先萍, 罗宏海, 张亚黎, 张旺锋. 根域限制下水氮供应对膜下滴灌棉花叶片光合生理特性的影响. 生态学报, 2013, 33(12): 3676-3687.
[29] 康绍忠, 胡笑涛, 蔡焕杰, 冯绍元. 现代农业与生态节水的理论创新及研究重点. 水利学报, 2004, 35(12): 1-7.
[30] Sadras V O. Does partial root-zone drying improve irrigation water productivity in the field? A meta-analysis. Irrigation Science, 2009, 27(3): 183-190.
[31] 杜太生, 康绍忠, 张建华. 交替灌溉的节水调质机理及同位素技术在作物水分利用研究中的应用. 植物生理学报, 2011, 47(9): 823-830.
[32] Kang S Z, Zhang J H. Controlled alternate partial root-zone irrigation: its physiological consequences and impact on water use efficiency. Journal of Experimental Botany, 2004, 55(407): 2437-2446.
[33] Dodd I C, Egea G, Davies W J. Accounting for sap flow from different parts of the root system improves the prediction of xylem ABA concentration in plants grown with heterogeneous soil moisture. Journal of Experimental Botany, 2008, 59(15): 4083-4093.
[34] 李文娆, 李小利, 张岁岐, 山仑. 水分亏缺下紫花苜蓿和高粱根系水力学导度与水分利用效率的关系. 生态学报, 2011, 31(5):

1323-1333.

[35] Netting A G, Theobald J C, Dodd I C. Xylem sap collection and extraction methodologies to determine *in vivo* concentrations of ABA and its bound forms by gas chromatography-mass spectrometry (GC-MS). Plant Methods, 2012, 8: 11.

[36] Gonzalez-Dugo V, Durand J L, Gastal F. Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review. Agronomy for Sustainable Development, 2010, 30(3): 529-544.

[37] Jin K, Shen J B, Ashton R W, White R P, Dodd I C, Parry M A J, Whalley W R. Wheat root growth responses to horizontal stratification of fertiliser in a water-limited environment. Plant and Soil, 2015, 386(1/2): 77-88.

[38] Dodd I C. Root-to-shoot signalling: assessing the roles of 'Up' in the up and down world of long-distance signalling *in planta*. Plant and Soil, 2005, 274(1/2): 251-270.

[39] Dodd I C. Rhizosphere manipulations to maximize 'crop per drop' during deficit irrigation. Journal of Experimental Botany, 2009, 60(9): 2454-2459.

[40] Boursiac Y, Léran S, Corratgé-Faillie C, Gojon A, Krouk G, Lacombe B. ABA transport and transporters. Trends in Plant Science, 2013, 18(6): 325-333.